

NOUVELLES OBSERVATIONS SUR LA STRUCTURE ET LA DIVISION DU NOYAU
CELLULAIRE, par **M. Léon GUIGNARD.**

Les recherches multipliées dont le noyau cellulaire a été l'objet dans ces dernières années ont montré qu'il existe, au point de vue de sa structure et de sa division, une grande uniformité chez les animaux et chez les végétaux. On me permettra de rappeler que, dans un travail récent (1), j'ai contribué pour une certaine part à établir ce résultat et à mettre fin au désaccord qui régnait, sur la phase la plus importante du phénomène de la division, entre deux savants observateurs, MM. Flemming et Strasburger. Aujourd'hui je crois devoir revenir encore sur la question, afin de signaler de nouveaux points de ressemblance.

Dans son intéressante publication de 1882 (2), M. Flemming expose avec détail l'état actuel de nos connaissances sur ce sujet. Tout en s'occupant surtout des résultats fournis par la zoologie, il indique ceux qui ont été obtenus par M. Strasburger dans ses belles et nombreuses recherches sur les cellules végétales, en faisant ressortir les analogies et les différences qu'on rencontre entre les deux règnes, tant au point de vue de la structure du noyau considéré à l'état de repos que des phénomènes si curieux qui se succèdent dans le cours de sa division.

En ce qui concerne les analogies, il était dès lors établi que le noyau au repos, végétal ou animal, se compose de deux parties, l'une figurée et l'autre amorphe.

La partie figurée comprend un protoplasme transparent, ou hyaloplasme nucléaire, disposé sous forme de filament ou de réseau, dans lequel sont englobées des granulations placées généralement en file les unes à la suite des autres et formées d'une substance particulière appelée chromatine, laquelle est elle-même composée, tout au moins partiellement, de nucléine. Le filament, très ténu, a des replis distincts les uns des autres ou accolés sous forme de réticule occupant toute la cavité du noyau. Il faut ajouter à cette charpente un ou plusieurs nucléoles, contenant également une certaine quantité de chromatine.

La partie amorphe dans laquelle baignent les éléments figurés consiste en une substance homogène et transparente, qui diffère de ceux-ci par sa consistance et par ses réactions, presque toujours négatives au contact des matières colorantes : c'est le suc nucléaire, appelé aussi substance intermédiaire. Quant à la membrane du noyau, M. Flemming n'ose

(1) L. Guignard, *Recherches sur la structure et la division du noyau cellulaire chez les végétaux* (Ann. des sc. nat. Bot., 6^e série, 1884, t. XVII).

(2) W. Flemming, *Zellsubstanz, Kern-und Zelltheilung*. Leipzig, 1882.

pas adopter l'opinion de M. Strasburger, qui la rapporte sans hésiter au protoplasme cellulaire, ou cytoplasme entourant le noyau.

Les différences portaient surtout sur quelques-uns des phénomènes remarquables qui se manifestent quand le noyau, sortant de l'état de repos, parcourt dans un ordre régulier les phases de sa division. Ces phases caractéristiques de la division indirecte, ou *karyokinèse* (1), sont les suivantes : 1° contraction du filament chromatique, qui se dispose en un peloton plus ou moins serré ; 2° segmentation transversale du filament pelotonné en un certain nombre de parties ; 3° apparition d'un fuseau formé de fils chromatiques, à l'équateur duquel les segments s'orientent en une plaque (Strasburger) ou en une étoile dont les rayons se dirigent du centre vers la périphérie (Flemming) ; 4° dédoublement de la plaque ou de l'étoile en deux moitiés qui se transportent vers les pôles du fuseau en suivant la direction des fils chromatiques ; 5° arrivée et contraction aux deux pôles des éléments destinés à former les noyaux filles ; 6° reconstitution d'un filament unique, pelotonné, autour duquel apparaît une membrane nucléaire.

Flemming, observant de préférence les noyaux de plusieurs tissus de larves de Salamandre, plus faciles à étudier pendant la *karyokinèse*, a vu que le filament chromatique du noyau entré en division, et, plus tard, les segments qui résultent de sa partition transversale, se montrent formés d'une double série de granulations qui restent parallèlement situés jusqu'au stade de l'étoile nucléaire. C'est alors seulement que les deux lignes granuleuses de chaque segment se séparent longitudinalement l'une de l'autre en même temps que le nucléoplasme transparent qui les entoure, ce qui double par conséquent le nombre des segments nucléaires et diminue de moitié l'épaisseur de chacun d'eux.

Strasburger croyait, au contraire, que les segments primitifs, disposés en plaque nucléaire, ne se dédoublaient pas longitudinalement, mais se coupaient transversalement vers le milieu de leur longueur, chaque moitié devant entrer dans la constitution d'un noyau fille. De cette façon le filament nucléaire se segmentait en travers à deux reprises différentes ; le nombre des segments primitifs était également doublé au moment où la plaque nucléaire partage en deux moitiés l'ensemble de ses éléments, mais chacun d'eux avait nécessairement une longueur moitié moindre et la même épaisseur qu'auparavant. Il en résulterait donc une différence essentielle, quant au mode de division de la plaque ou étoile nucléaire, entre les noyaux animaux et les noyaux végétaux observés jusqu'alors ; ce qui devait paraître d'autant plus étonnant, que les autres phénomènes de

(1) Cette expression, devenue courante, me semble défectueuse, car elle accorde au noyau, dans le cours de ses métamorphoses, une indépendance qu'il n'a pas à l'égard du protoplasme environnant.

la division du noyau présentait une grande analogie. M. Flemming était porté à croire, mais sans preuve directe, que le dédoublement longitudinal devait exister aussi chez les végétaux. M. Strasburger, ayant à son tour observé les noyaux de la Salamandre, rejetait l'avis de M. Flemming même sur ce cas particulier, et à plus forte raison pour les autres noyaux d'origine animale.

Dans une communication préliminaire faite à l'Académie des sciences (1), j'ai annoncé qu'en réalité la division suit la même marche chez les végétaux et chez les animaux. Les éléments dont se compose la plaque ou l'étoile nucléaire, c'est-à-dire des segments ou bâtonnets provenant de la partition transversale du filament chromatique, se dédoublent suivant la longueur chez les uns comme chez les autres, quelles que soient d'ailleurs les modifications et les particularités plus ou moins saillantes qu'on observe dans la manière d'être des segments ou bâtonnets chromatiques pendant les stades précédents.

Au moment où paraissait, en janvier 1884, le mémoire détaillé dans lequel j'exposais mes observations sur des cellules de nature variée (cellules mères de pollen, albumen, parenchyme des ovules ou des ovaires, etc.), M. E. Heuser (2) arrivait à la même conclusion à la suite d'une étude sur l'albumen de la Fritillaire. Un peu plus tard Strasburger (3) revenait lui-même sur le sujet et reconnaissait le bien fondé des résultats que j'avais annoncés le premier.

La question est donc résolue dans ses points essentiels, mais elle n'est pas épuisée. En effet, plusieurs points sont à préciser, plusieurs faits particuliers à revoir; d'autre part, la signification de certains phénomènes nous échappe encore. C'est pourquoi j'en ai continué l'étude, et j'espère que la présente note contribuera à les éclaircir, tout en resserrant de plus en plus les liens qui rattachent les phénomènes dans les deux règnes organisés.

Je ferai remarquer d'abord que, chez les végétaux, les cellules mères polliniques ont des noyaux qui se distinguent par quelques caractères particuliers, durant les différentes phases de la division, des noyaux des tissus végétatifs, tels que l'albumen, le parenchyme ovarien, etc. A ce sujet, je dois reconnaître, avec M. Strasburger, que l'interprétation que nous avons donnée l'un et l'autre de la façon dont se comportent les segments du filament chromatique de la plaque nucléaire doit être modifiée. J'avais admis comme lui qu'après la partition transversale du filament, chacun des segments formés s'incurve vers le milieu de sa longueur pour

(1) *Compt. rend. Acad. des sc.*, 10 septembre 1883.

(2) E. Heuser, *Beobachtungen über Zellkerntheilung* (*Bot. Centralblatt*, t. XVII, nos 1-5, 1884).

(3) Strasburger, *Die Controversen der indirecten Kerntheilung*. Bonn, 1884.

rapprocher ses deux moitiés et les accoler. Une fois la plaque nucléaire formée, ces deux moitiés se séparent l'une de l'autre suivant leur longueur, se rendent chacune de leur côté aux deux pôles du fuseau pour concourir à la formation des noyaux filles. Or, ce qui paraît être un accollement longitudinal résultant du rapprochement des deux moitiés de chaque segment n'est autre chose qu'un dédoublement s'effectuant de très bonne heure, mais avec des caractères tels, dans les noyaux des cellules mères polliniques, que les deux moitiés d'un segment peuvent se séparer sur une partie plus ou moins grande de leur longueur, tout en restant accolées sur une autre partie. Souvent elles se tordent l'une sur l'autre, et, même quand elles paraissent ou sont réellement isolées sur toute leur longueur, elles restent plus ou moins adhérentes par un bout ; de sorte que cette torsion fréquente et cette adhérence peuvent très facilement conduire à une interprétation inexacte des faits, d'autant plus que chez quelques Orchidées les deux branches qui se séparent sur toute leur longueur, sauf à l'un des bouts, paraissent être plutôt en voie de rapprochement. Quels que soient d'ailleurs les aspects variés que revêtent les chromatiques, la séparation définitive de leurs deux moitiés n'a lieu, comme je l'ai constaté dans tous les cas, qu'après la formation de la plaque nucléaire.

Ce fait est intéressant, parce que MM. Flemming et Retzius ont vu que dans les noyaux des larves de Salamandre et de Triton, bien avant l'orientation des segments sous forme d'étoile, le filament nucléaire montre ses granulations chromatiques disposées en deux séries parallèles dans l'hyaloplasme qui les englobe. Ici aussi la séparation de ces deux séries granuleuses avec leur substratum n'a lieu qu'après la constitution de l'étoile.

En fixant mon attention sur ce point, à l'aide de réactifs appropriés et de moyens optiques assez forts (objectif n° 12 à immersion homogène, de Verick, avec condensateur), j'ai constaté que, dans les noyaux des cellules mères polliniques de plusieurs Liliacées, le filament se montre parfois formé de deux séries de granulations chromatiques, même avant sa segmentation transversale. Ces granulations, situées côté à côté, paraissent résulter du dédoublement des granulations auparavant plus volumineuses et disposées en une file unique. Dès lors le dédoublement commencerait par les granulations chromatiques, sans porter tout de suite sur l'hyaloplasme du filament. Ceci vient à l'appui des observations de M. Pfitzner sur la Salamandre ; mais je suis loin de croire avec lui que ces granulations constituent la partie réellement active du noyau.

Toutefois ce dédoublement n'est visible en général qu'après la segmentation transversale du filament, laquelle semble en être le point de départ, et en quelque sorte la cause déterminante. Mais, quand les segments

ont pris leur orientation caractéristique vers l'équateur du fuseau nucléaire, les granulations ne paraissent plus aussi distinctes les unes des autres qu'elles l'étaient auparavant. Les segments, plus homogènes, sont aplatis en rubans; cependant on peut souvent reconnaître que chacun d'eux se compose de deux moitiés parallèles soudées, et même, dans les cellules mères polliniques du *Lis*, ces deux moitiés, ainsi que je l'ai déjà décrit et figuré, n'offrent généralement qu'une soudure incomplète.

Cet état particulier, dans lequel les granulations primitivement distinctes semblent comme fondues dans l'hyaloplasme des segments, a été mentionné aux stades correspondants de la division chez la Salamandre, sans qu'on puisse l'attribuer à l'action des réactifs. Il est certain que la contraction dont les segments sont le siège et leur nutrition active au moment de la division en sont la cause principale. En outre, de l'observation attentive du mode de résorption des nucléoles dans le cours de la division et du moment où elle s'effectue, je suis porté à croire que cet aspect des segments provient également de ce que la substance des nucléoles s'incorpore à ces derniers en contribuant à les nourrir, en même temps que les diverses parties du noyau offrent un mélange plus intime des substances auparavant chimiquement et morphologiquement différenciées. Une autre raison de penser qu'il en est ainsi, c'est que dans les noyaux filles en voie de formation les granulations ne réapparaissent distinctes dans le filament que pendant la reconstitution des nucléoles. Pour étudier la naissance et le rôle de ces derniers, j'ai eu recours à l'emploi de la fuchsine et de quelques autres matières colorantes, qui, en présence du vert de méthyle, et après un traitement convenable à l'alcool, communiquent aux nucléoles une coloration différente de celle que prend en même temps le filament chromatique. Cette méthode permet de suivre les nucléoles aux diverses périodes de l'évolution du noyau, d'étudier leurs métamorphoses, et de se faire une idée de leur signification et de leur rôle.

Un autre point de la division indirecte, comparée chez les végétaux et chez les animaux, méritait un examen spécial.

On sait que dans les cellules animales, la division du noyau est précédée d'une disposition particulière du protoplasme cellulaire sous forme de soleils apparaissant aux deux pôles du fuseau futur: c'est l'amphiaster. Il n'en serait pas de même chez les végétaux, bien que M. Strasburger ait observé dans le *Galanthus nivalis* une striation du protoplasme avant la division du noyau, en deux points opposés correspondant aux deux pôles. On n'a peut-être pas suffisamment fait attention à ce qui se passe dans le protoplasme cellulaire, et les procédés mêmes employés pour l'étude du noyau sont en partie la cause d'une différence qui paraît presque absolue. Les préparations montées au baume dans lesquelles on examine

en détail les éléments chromatiques du noyau ne peuvent pas toujours nous renseigner sur les changements qui s'opèrent dans le protoplasme. En attachant une importance exagérée à certains procédés de coloration du noyau, on a négligé un peu trop l'étude du protoplasme, auquel revient certainement, en dernière analyse, le rôle essentiel dans les phénomènes dont le noyau est le siège.

Cependant, en ce qui concerne les cellules végétales, ce n'est assurément que dans des cas relativement peu fréquents qu'on peut espérer mettre en évidence et rendre visible à l'œil la formation de l'amphiaster. Dans les œufs des animaux, par exemple, les granules dont ils sont pourvus se laissent observer facilement pendant leur orientation autour des pôles; on peut les étudier directement pendant la vie, ce qui n'est plus possible, à quelques exceptions près, chez les végétaux. J'ai examiné pour ces raisons des cellules végétales très riches en protoplasme, telles que le sac embryonnaire des Liliacées en voie de développement, qui m'avait déjà semblé dans des observations antérieures, plus favorable, à cette recherche que la plupart des tissus.

La grande cellule du nucelle des *Lilium*, qui s'agrandit pour donner l'appareil sexuel, possède un gros noyau situé au centre d'un protoplasme granuleux formant une sorte de réseau à mailles étroites et remplissant la cellule. En examinant un grand nombre d'ovules pour suivre toutes les phases de la division du noyau primaire de ce jeune sac embryonnaire, j'ai obtenu une série de très belles préparations présentant ces différentes phases. Le fuseau nucléaire, relativement très long, est un des plus réguliers et des plus typiques qu'on puisse voir. A chacune de ses deux extrémités, les fils chromatiques qui le composent convergent tous en un même point. La plaque nucléaire a l'aspect d'une étoile à douze rayons; elle est formée de segments chromatiques doubles souvent rectilignes, appuyant une de leurs extrémités sur un fil chromatique du fuseau et tournant l'autre vers la périphérie. Aux deux pôles, les réactifs qui fixent le protoplasme dans l'état qu'il offre pendant la vie, et notamment le bichlorure de mercure, permettent de reconnaître, après coloration, une disposition radiaire des granules protoplasmiques. Plusieurs fois j'ai remarqué que cette disposition est plus visible dans un plan parallèle à la plaque équatoriale, et par suite perpendiculaire à l'axe du fuseau. De même l'irradiation du protoplasme est très manifeste autour des noyaux au moment où ils vont entrer en division; ce qui prouve que le protoplasme gouverne le phénomène.

Laissant de côté, pour le moment, les autres stades très caractéristiques de la division des noyaux du sac embryonnaire, j'ajouterai seulement que, dans tous les noyaux dont le volume est suffisant pour permettre l'observation, qu'il s'agisse des cellules mères du pollen (Liliacées,

Amaryllidées, Renonculacées, Magnoliacées, etc.), ou de l'albumen après la fécondation, ou bien encore d'autres tissus végétatifs, j'ai constaté dans les segments chromatiques de la plaque nucléaire le dédoublement longitudinal. Ce dédoublement m'avait paru jusqu'à ce jour incertain ou presque impossible à apercevoir dans quelques cas, comme par exemple dans le Gui, dont les noyaux possèdent un filament chromatique épais, à replis très serrés, et, par suite, très difficile à observer dans ses métamorphoses. La division aurait pu s'y faire comme dans les noyaux des poils staminaux du *Tradescantia*, qu'on a étudiés à maintes reprises sans succès, puisqu'on admettait qu'il n'y avait pas en réalité de plaque nucléaire, et que les bâtonnets chromatiques et très allongés se coupent simplement dans le plan équatorial en deux groupes. Dans un récent mémoire, Strasburger admet leur dédoublement longitudinal, quoiqu'il n'ait pu l'observer sur des noyaux vivants. Or, dans le Gui, comme dans le *Tradescantia*, j'ai réussi à obtenir une série de préparations qui en rendent l'existence incontestable.

En ajoutant ces résultats, que je me propose de développer, à ceux de mon dernier mémoire et du récent travail du professeur Strasburger, on verra, je pense, que la question a fait un pas considérable, et que, chez les végétaux comme chez les animaux, les phénomènes de la division du noyau offrent une analogie dont l'intérêt ne saurait échapper à personne.

M. Sicard offre à la Société la deuxième édition de son ouvrage sur les Champignons.

J'ai l'honneur d'offrir à la Société la seconde édition du livre que j'ai fait paraître, ayant pour titre : *Histoire naturelle des Champignons comestibles et vénéneux*, par G. Sicard (1), préface par Ad. Chatin, de l'Institut

Ce livre a pour but de vulgariser la connaissance des Champignons, et de donner l'habitude et la pratique nécessaires pour distinguer une espèce comestible d'une espèce vénéneuse.

L'accueil favorable qu'a reçu mon livre, publié au commencement de l'année 1883, m'autorise à y voir une manifestation sérieuse de l'intérêt que la Société attache de nos jours à l'étude des Champignons.

Sans tirer de ce fait la moindre conclusion quant à la valeur que peut avoir mon ouvrage, je suis heureux de constater la rapidité avec laquelle la première édition a été épuisée. C'est une preuve évidente du progrès de la science et du désir que chacun éprouve d'approfondir une branche d'instruction non moins intéressante qu'utile.

(1) Paris, librairie Ch. Delagrave, 15, rue Soufflot.

Amené à publier une deuxième édition de ce livre, je me suis appliqué à le revoir tout particulièrement, sans rien changer au plan ni aux grandes divisions. Le texte a été modifié et augmenté dans un assez grand nombre de cas, de manière à donner un tableau détaillé et précis de l'état actuel de la connaissance des Cryptogames, comestibles ou vénéneux, et à former un ensemble complet que pourront consulter avec fruit les gens du monde, les étudiants et surtout les instituteurs, si bien placés pour populariser, par des leçons faites à l'école primaire, l'étude des Champignons. Ce serait atteindre un double but : développer le goût de la science, et prévenir les redoutables accidents qui amènent si souvent une mort prématurée au sein des familles.

Les changements apportés dans cet ouvrage, pour lesquels je n'ai épargné ni temps, ni recherches, en feront, je l'espère, un guide sûr et sérieux pour les personnes désireuses d'obtenir des connaissances en cryptogamie. Du reste, mon maître, M. Ad. Chatin, membre de l'Institut, professeur de botanique et directeur de l'École de pharmacie de Paris, a fait pour ce livre une brillante préface.

Aussi m'estimerai-je amplement récompensé du travail que j'y ai consacré, si cette nouvelle édition obtient du public une faveur égale à celle qui a fait le succès de la première.

M. Cornu demande à M. Sicard s'il a étudié au point de vue toxicologique les *Volvaria*. Il fait remarquer que, dans son ouvrage sur les Champignons vénéneux de la région de Montpellier, M. L. Planchon donne des caractères de l'empoisonnement très différents des symptômes observés dans nos pays ; les différences sont sans doute dues aux *Volvaria*, très abondants dans le Midi, et qu'il est facile de confondre avec certaines espèces comestibles.

M. Malinvaud donne lecture de la communication suivante :

NOTE SUR LES CONJUGUÉES DU MIDI DE LA FRANCE, par **M. Fr. GAY.**

La connaissance de la structure et le groupement méthodique des Algues ont fait depuis quelques années des progrès assez étendus pour qu'il soit permis d'entrevoir le moment où l'on pourra tenter d'écrire une flore générale de ces végétaux. Déjà d'ailleurs divers efforts ont été faits dans cette voie, surtout à l'étranger, notamment en Angleterre, en Suède et en Allemagne. Il est incontestable en effet que la flore des plantes inférieures, en tant qu'elle révèle les relations qui existent entre les conditions du milieu et la distribution de ces organismes, n'a pas un intérêt moindre que l'étude de la distribution des plantes phanérogames. Les connaissances que l'on possède sur la nature de ces relations montrent clairement que les Thallophytes ont besoin de certaines conditions à un plus